

*На правах рукописи*

РОСЛИК ГАЛИНА ВЛАДИМИРОВНА

**Географическая изменчивость добавочных (B-) хромосом  
восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906  
(Rodentia, Mammalia)**

**03.00.08 – зоология**

**03.00.25 – гистология, цитология, клеточная биология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

**Владивосток - 2006**

Работа выполнена в лаборатории Эволюционной зоологии и генетики Биолого-почвенного института ДВО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Картавцева Ирина Васильевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Челомина Галина Николаевна

доктор биологических наук,  
профессор  
Анисимов Алим Петрович

Ведущая организация: Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Защита состоится "15" декабря" в 13 часов  
на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 при Биолого-почвенном институте  
ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток-22, проспект 100 лет Владивостоку, 159,  
факс: (4232) 310-193

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН

Автореферат разослан "--" ноября 2006г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
доктор биологических наук, с. н.с.

И.В. Картавцева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 - один из широкоареальных видов грызунов, обитающий на материковой части Азиатского континента - от лесных и степных зон Центральной и Восточной Сибири до Дальнего Востока (ДВ), включая 4 острова: два крупных – Сахалин (ДВ России) и Хоккайдо (Япония) - и два мелких – Русский и Стенина (Японское море, залив Петра Великого). Морфологическая дифференциация вида выражена слабо. Разные авторы выделяют от 3-х до 10-ти подвидов внутри вида (Jones, 1956; Бекасова, 1980а; б; Павленко, 1989; Corbet, 1978; Koh, Lee, 1994; Musser et al., 1996 и др.). Наибольшие разногласия среди исследователей вызывают границы распространения подвидов восточноазиатской мыши, в особенности – у подвидов, обитающих на материковой части ареала – от ДВ до Забайкалья (Воронцов и др., 1977; Павленко, 1997б; Костенко, 2000; Koh, Lee, 1994 и др.).

Интерес к *A. peninsulae* не ослабевает вследствие кариологической уникальности, поскольку вид характеризуется: а) наличием одного из высокого среди млекопитающих числа В-хромосом (варьируют от 0 до 24-х); б) резкими морфологическими различиями между А-хромосомами (одноплечими) и В-хромосомами (двуплечими или без видимой морфологии); в) наличием в системе В-хромосом этого вида разнообразных размерно-морфологических вариантов (по размерам – от крупных до точечных, по морфологии - от метацентриков до акроцентриков и микрохромосом, с неясным положением центромеры); г) существованием трех типов изменчивости по В-хромосомам: межпопуляционной, межиндивидуальной и внутрииндивидуальной (мозаицизмом). Причина мозаицизма у восточноазиатской мыши до сих пор не ясна.

В литературе накоплены данные по изменчивости числа и морфологии В-хромосом у популяций *A. peninsulae* юга Приморского края, о-вов Сахалин, Хоккайдо и Сибири, но исследования по ареалу были неравномерны (Волобуев, 1979; Раджабли, Борисов, 1979; Тимина и др, 1980; Борисов, 1986; Kral, 1971; Hayata, 1973; Bekasova et al., 1980 и др.). Изменчивость кариотипов мышей была изучена на уровнях межиндивидуального и межпопуляционного полиморфизмов. Вопросы мозаицизма кариотипов *A. peninsulae* были недостаточно освещены. Практически не было проведено анализа характера мозаицизма между популяциями и подвидами. Было показано, что спектры хромосомной изменчивости по размаху чисел и по встречаемости разнообразных типов В-хромосом были шире у мышей Сибири и о-ва Хоккайдо, по сравнению с мышами юга Дальнего Востока. Однако эти данные не давали возможности судить о хромосомных характеристиках как признаках, дифференцирующих популяции и подвиды, поскольку большая часть ареала этого вида (практически от юга ДВ до Забайкалья) оставалась не исследованной, и картина распределения В-хромосом у мышей из этих популяций оставалась не ясной.

Проблема хромосомного полиморфизма - одна из центральных в цитогенетике. Популяционные исследования млекопитающих в целом весьма важны для понимания процесса видообразования, особенно – у хромосомно-полиморфных видов. Восточноазиатская мышь может быть перспективным модельным объектом при исследовании феномена В-хромосом в кариотипах млекопитающих, что поможет внести ясность в понимание природы, роли и происхождения этих загадочных элементов геномов эукариот.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящей работы явилось исследование географической изменчивости В-хромосом восточноазиатской мыши на различных уровнях – внутривидовом, межпопуляционном, внутривидовом и внутрииндивидуальном. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить кариотипы *Apodemus peninsulae* из ранее не исследованных материковых и островных популяций Забайкалья и Дальнего Востока.

2. Выявить характер изменчивости системы В-хромосом (по числу, размеру и морфологии) для каждой особи, популяций и подвидов.
3. Оценить хромосомные наборы у популяций восточноазиатской мыши по характеру мозаицизма в различных частях ареала.
4. Проанализировать изменчивость числа макро и микро В-хромосом *A. peninsulae* в материковых и островных популяциях и привести хромосомные характеристики подвидов.

**Научная новизна.** Впервые описаны кариотипы животных из ранее не изученных популяций Сибири и Дальнего Востока России: Республики Тыва, Еврейской Автономной, Амурской (Картавцева, Павленко, **Рослик**, 1988; **Рослик** и др., 2003), Читинской (**Рослик**, Картавцева, 2003а; **Рослик** и др., 2005) и Магаданской областей, Хабаровского, Приморского краев (**Рослик**, 1994; Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000; **Рослик** и др., 2003, 2004) и островов: Русский, Стенина, Сахалин (**Рослик**, Картавцева, 2003б; Kartavtseva, **Roslik**, 2004; **Roslik** et al., 2005). В кариотипах материковых дальневосточных популяций восточноазиатской мыши выявлены не описанные ранее в этом регионе размерные и морфологические типы В-хромосом: по размеру - крупные, мини и микрохромосомы, по морфологии - субмета-, субтело- и акроцентрические (Kartavtseva, **Roslik**, 2004; Rubtsov et al., 2004). У дальневосточных экземпляров показаны более широкие спектры изменчивости по числу В-хромосом (от 0 до 7), по сравнению с описанными ранее (от 0 до 5). Подтвержден мономорфизм кариотипов сахалинских популяций, как из ранее изученных, так и из новых локалитетов (Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000), и обнаружена еще одна мономорфная популяция о-ва Стенина (**Roslik**, Kartavtseva, 2001; **Рослик** и др., 2003б, 2004; **Roslik** et al., 2005). Показаны различия в дифференциальном (С-) окрашивании А-хромосом мономорфных островных популяций животных, в сравнении с материковыми (Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000; **Roslik**, Kartavtseva, 2001). Также разработана, а затем уточнена классификация системы В-хромосом на макро и микро В-хромосомы. Данные *in situ* гибридизации (FISH) позволили разделить самые мелкие В-хромосомы некоторых особей Сибири и ДВ на микро и мини В-хромосомы (Kartavtseva, **Roslik**, 2004; Rubtsov et al., 2004; Рубцов и др., 2005). В ходе исследования потомства самки, зараженной во время беременности вирусом клещевого энцефалита, была предложена гипотеза возникновения микро В-хромосом в дальневосточных популяциях в результате влияния на геном мышей вирусных инфекций (**Roslik** et al., 1998). Впервые для всех изученных особей восточноазиатской мыши из различных популяций ареала проведена ревизия данных по изменчивости цитогенетических характеристик В-хромосом и дана оценка характера мозаицизма на основе числа клеточных клонов. Также проанализированы кариологические характеристики подвидов *A. peninsulae*. Выявлены хромосомные параметры, дифференцирующие популяции и подвиды (Kartavtseva, **Roslik**, 2004), что позволило отнести к подвиду *A. p. major* популяции Бурятии (Картавцева, **Рослик**, 2006) и, вероятно, исследованные нами популяции Забайкалья (Читинской области).

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Теоретическая ценность исследований кариотипов лесных мышей важна для понимания существования и роли «лишней» ДНК в организме млекопитающих. Анализ сложной системы В-хромосом у мышей позволяет разделять на группы сибирские и дальневосточные популяции мышей и высказывать разные гипотезы происхождения и эволюции макро и микро В-хромосом у животных Сибири и Дальнего Востока. Результаты кариологического анализа по нахождению и изучению в геномах восточноазиатской мыши сверхчисленных (добавочных) хромосом могут внести ясность в процессы хромосомные перестроек, приводящие к возникновению В-хромосом и к поиску аналогии сценариев возникновения и эволюции со сверхчисленными маркерными хромосомами человека (МХ). Практическое значение мышей в жизни человека разнообразно и существенно. В связи с тем, что лесные мыши широко распространены; являются основными компонентами многих биоценозов, вредителями сельского хозяйства, природными носителями ряда инфекционных заболеваний человека и животных, то исследования кариотипов мышей

важны также для решения задач теоретической цитогенетики и практической эпидемиологии и паразитологии.

**Апробация работы.** Основные положения и результаты работы были представлены на: Международных Маммологических конгрессах: 3-м Европейском (Финляндия, 1999), 9-м международном (IMC 9, Саппоро, Япония, 2005); международных конференциях: 1-й и 2-й конференциях по В-хромосомам (Испания: Мадрид, 1993; Бубион, 2004); международных симпозиумах: «Эволюционные и генетические исследования млекопитающих» (Владивосток, 1990), «Современные достижения в популяционной, эволюционной и экологической генетике» (Владивосток, МАРЕЕГ, 1998; 2001); «Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных» (Москва, 2000), "Грызуны Монголии и прилежащих территорий" (Монголия, 2003); "Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы" (Монголия, 2005); Всесоюзных и Всероссийских научных конференциях: 1-м съезде ВОГиС (Саратов, 1994); 3-м съезде ВОГиС (Москва, 2004); VII Всесоюзном совещании по грызунам (Свердловск, 1988), VII съезде териологического общества «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2003); Всероссийской Сибирской зоологической конференции с участием зарубежных ученых (Новосибирск, 2004); Всероссийской научной конференции с международным участием «Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии» (Улан-Удэ, 2006); региональных конференциях молодых ученых: III конференции молодых ученых и студентов "Актуальные вопросы современной биологии и биотехнологии" (Казахстан, 2003); конференциях-конкурсах БПИ ДВО РАН (1989, 1997, 1999); совместном заседании отделов зоологии и эволюционной биологии БПИ ДВО РАН (2006).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 26 работ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, трех глав, выводов, списка литературы и приложения. Текст диссертации изложен 211 страницами, иллюстрирован 3 таблицами и 31 рисунком. Список литературы включает 332 наименования, в том числе 183 - на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает свою искреннюю и глубокую признательность моему научному руководителю – д.б.н. И.В. Картавцевой за всестороннюю поддержку и неоценимые советы на всех этапах работы. Также благодарю всех своих коллег: к.б.н. М.В. Павленко, к.б.н. В.П. Кораблева, к.б.н. К.В. Коробицыну, к.б.н. Л.В. Фрисман, к.б.н. И.С. Шереметьева, д.б.н. Г.Н. Челомину, д.б.н. Л.В. Якименко, д.б.н. А.А. Назаренко, д.б.н. В.А. Костенко (БПИ ДВО РАН) - за любезное предоставление отловленных мышей; к.б.н. И.Н. Шереметьеву (БПИ ДВО РАН) – за помощь в статистической обработке материала; отечественных и зарубежных коллег: д.б.н. Н.Е. Докучаева (ИБПС ДВО РАН), к.б.н. М.Е. Косого (ИЭИМ ДВО РАН), докторов Х. Сузуки, М.А. Иваса, Й. Обара (Япония), Х.С. Ко (Ю. Корея): - за содействие и помощь в отлове животных; д.б.н. Н.Б. Рубцова и к.б.н. Т.В. Карамышеву (ИЦИГ СО РАН) – за проведение дифференциального FISH-окрашивания. Искренне благодарю сотрудников БПИ ДВО РАН: д.б.н. А.П. Крюкова, к.б.н. М.В. Павленко, к.б.н. М.В. Цвирка, д.б.н. С.Ю. Стороженко, д.б.н. В.А. Нестеренко и к.б.н. С.К. Холина - за критические замечания, ценные советы и рекомендации по оформлению работы.

**Гранты РФФИ и ДВО.** Работа выполнена при частичной поддержке грантов: РФФИ №№: 63119, 63137, 06-04-48969а; ДВО РАН №№: 03-1-0-06-018, 04-1-П12-55, 04-1-П24-56, 06-III-A-06-4734, 06-III-A-06-145.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Глава посвящена подробному литературному обзору, касающемуся проблемы хромосомного полиморфизма.

#### 1.1. Изменчивость кариотипа

Рассмотрены типы хромосомных перестроек, затрагивающие изменения числа хромосом или их структуры. Особое внимание уделено полиморфизму, связанному с В-хромосомами эукариот: приведены сведения о распространении этих структур в различных таксонах, сформулированы общие признаки В-хромосом, свидетельствующие об их сходстве у растений и животных. К настоящему времени В-хромосомы выявлены более чем у 1300 видов растений и 500 видов животных, в том числе - у 55 видов млекопитающих (Camacho et al., 2000; Palestis et al., 2004a; Vujošević, Blagajević, 2004).

С использованием примеров на млекопитающих, а также - на растениях и насекомых, рассмотрены характерные особенности В-хромосом по: варьированию их числа, размеров, морфологии, их проявлению и влиянию на организм носителя, составу ДНК, поведению в митозе и мейозе, распределению в потомстве, аккумуляции.

### **1.2. К вопросу о происхождении и механизмах возникновения В-хромосом млекопитающих.**

Приведены различные гипотезы происхождения и механизмы возникновения В-хромосом разных видов (обзор: Camacho et al., 2000). В литературе наиболее распространены две гипотетические модели, объясняющие происхождение В-хромосом у эукариот: «паразитическая» (“parasitic model”, Östergren, 1945) и «гетеротическая» (“heterotic model”, White, 1973). Большинство вопросов, связанных с происхождением В-хромосом, их молекулярной эволюцией, частотой встречаемости, а также с передачей в поколениях и ролью в эволюции генома требуют в каждом конкретном случае специального анализа.

### **1.3. Краткая характеристика объекта исследования**

Приведены общие сведения о распространении, экологии и биологии восточноазиатской мыши (Банников, 1954; Наземные..., 1984; Чугунов, Катин, 1984; Алексеева, 1986; Артюхов и др., 1992; Громов, Ербаева, 1995; Костенко, 2000). Рассмотрены сложности в подвидовой систематике (Jones, 1956; Воронцов и др. 1977; Павленко, 1989; 1887a, б; Corbet, 1978; Koh, Lee, 1994; Громов, Ербаева, 1995; Musser et al., 1996; Костенко, 2000 и др.). Обобщены литературные данные об аллозимной (Павленко, 1989; 1997a, б), молекулярной (Suzuki et al., 1990; Челомина, 1990; 1993a, б; 2005) и кариологической (Kral, 1971; Hayata et al., 1970; Hayata, 1973; Бекасова, Воронцов, 1975; Воронцов и др., 1977; Бекасова, 1978; 1980a; Bekasova et al., 1980; Раджабли, Борисов, 1989; Волобуев, 1979; Волобуев, Тимина, 1980 и др.) изменчивости вида.

## **Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

### **2.1. Материал**

Материалом цитогенетического исследования послужили хромосомные препараты от 494 особей (291 самца и 203 самок) *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 из 63 локалитетов Сибири и Дальнего Востока (рис. 1). Мыши отловлены преимущественно сотрудниками лаборатории Эволюционной зоологии и генетики БПИ ДВО РАН с 1979 по 2004 годы, в том числе при участии автора – с 1986 г. Изучено четыре подвида: *A. p. nigritalus* Hollister, 1913 - мыши, отловленные в Сибири (№№ 1-12) - в Томской (1), Новосибирской (2), Читинской областях (6-12), Республиках: Алтай (3) и Тыва (4, 5); *A. p. praetor* Miller, 1914 - животные ДВ России (№№ 13-53 и о-вов Русский - 55, и Стенина - 56) - из Магаданской (13), Амурской (14) областей, Еврейской АО (15, 16), Хабаровского (17-24) и Приморского краев (25-53, 55, 56), *A. p. peninsulae* Thomas, 1906 - мыши Ю. Кореи (№ 54) и *A. p. giliacus* Thomas, 1907 - мыши о-ва Сахалин, Россия (№№ 57-62) и о-ва Хоккайдо, Япония (№ 63) (рис. 1). В общее число животных Приморского края также включены две лабораторные популяции мышей, полученные в совместных экспериментах с к.б.н. Косым М.Е. (Институт эпидемиологии и микробиологии, г. Владивосток), где родоначальников из природы - окрестностей Уссурийского заповедника (№ 36) искусственно заражали вирусами, носителями которых восточноазиатская мышь является в естественных условиях: клещевого энцефалита (КЭ) – лабораторная

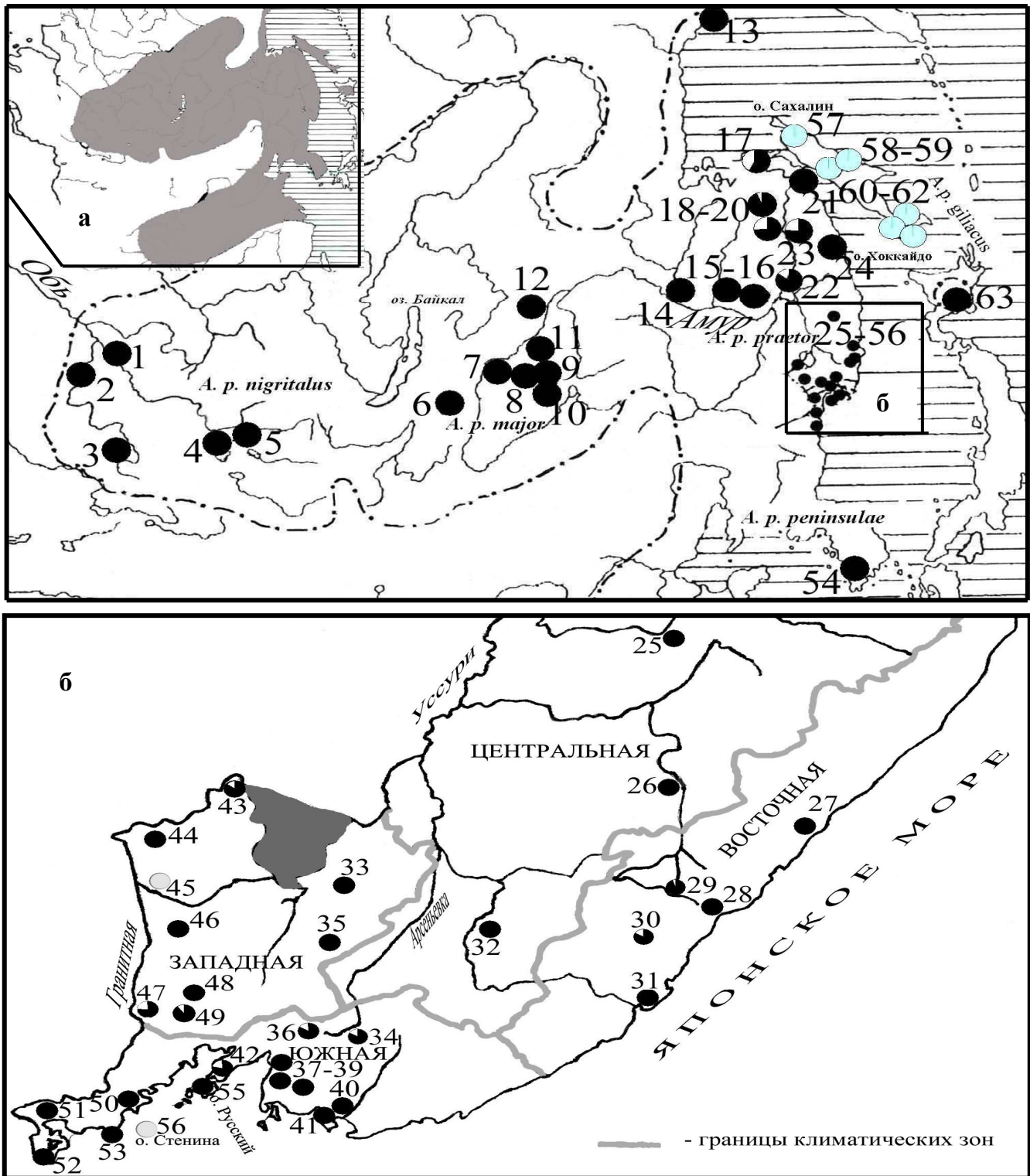


Рис. 1. Ареал (а) и точки отлова *Apodemus peninsulae* в популяциях Сибири и Дальнего Востока. На врезке б вынесены места сбора мышей в Приморском крае и указаны границы климатических зон. Темные кружки и сектора – частоты особей, имеющих В-хромосомы, светлые кружки и сектора – частоты особей без В-хромосом.

популяция 1 (n=10), полученная в серии близкородственных скрещиваний (до F6) от беременной самки и дальневосточной геморрагической лихорадкой с почечным синдромом (ГЛПС) - лабораторная популяция 2 (n=3).

Для каждого животного исследовано от 10 до 69 метафазных пластинок, в зависимости от качества препаратов и наличия мозаицизма. Из анализа были исключены метафазы с сильной спирализацией и неясной морфологией хромосом. Исследовано

10056 метафаз на 844 рутинно окрашенных хромосомных препаратах от 494 животных; обработано 185 пленок, полученных на дифференциально окрашенных препаратах от 109 животных.

## 2.2. Методы исследования

В работе использована стандартная методика получения клеточных суспензий для мелких млекопитающих (Ford, Hamerton, 1956), с предварительной преджелевой обработкой (Lee, Elder, 1980). Хромосомные препараты окрашены с применением разнообразных методик рутинного (лактат ацето-орсеином, азур - эозином по Романовскому) и дифференциального: С- (Sumner, 1972), G- (Seabright, 1971), Q- (Yoshida et al., 1975), Ag-NOR- (Münke, Schmiady, 1979) окрашивания, с небольшими модификациями. Препараты просматривали под световыми микроскопами "NU", "NU-2", "Jenaval" и флуоресцентным микроскопом "Olympus BH-2". Анализ системы В-хромосом для каждой особи проведен, основываясь на классификации Ю.М. Борисова (1986б; 1990а-г), с нашими уточнениями, где по размеру и морфологии выделено 5 классов В-хромосом, и данные записаны в виде формулы числового кодирования. Также мы разделяли В-хромосомы на две большие группы: макро В-хромосомы - это добавочные хромосомы видимой морфологии (т.е. I-IV классов, согласно вышеуказанной классификации: I - крупные m, sm, st, II - средние m, sm, st, III - мелкие m, sm, st, IV - мелкие a) и микро В-хромосомы - добавочные хромосомы V класса – очень мелкие, без выраженной морфологии (Kartavtseva, Roslik, 2004). Для некоторых дальневосточных и редко - сибирских особей, имеющих очень мелкие В-хромосомы с различной морфологией, мы еще ввели термин "мини В-хромосомы" (Rubtsov et al., 2004a).

Средняя частота встречаемости В-хромосом на особь (коэффициент xB) для каждой особи, популяции и по подвидам подсчитана на основе модальных значений хромосомных чисел (Zima, Macholán, 1995; Zima et al., 1999; Wójcik et al., 2004). При выявлении особей-мозаиков был использован критерий оценки по числу клеточных клонов (когда гипоплоидный класс клеток был равен или превышал 10%, а гиперплоидный составлял не менее 5% от модального числа), ранее разработанный Д.К. Беляевым с коллегами для исследования клеток лисиц с В-хромосомами (1974а). Животные с двумя и более клонами клеток классифицированы как мозаики. Графики и гистограммы построены с помощью программ Excel и Photoshop для Windows, обработка данных по частотным параметрам В-хромосом проведена на основе пакета компьютерных программ STATISTICA 6.0 для Windows (StatSoft, Inc., 1995).

## Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 3.1. Структура кариотипа *A. peninsulae* Thomas, 1906

В результате проведенного анализа хромосомных наборов 494 особей из 54 материковых (n=401) и 9 островных (n=93) локалитетов Сибири и ДВ было выявлено, что кариотипы *A. peninsulae* содержали от 48 до 66 хромосом. Систему В-хромосом изученных животных составляют разнообразные размерные (от крупных до мелких и точечных), морфологические (от мета - и субметацентрических до акроцентрических и микрохромосом, с неясным положением центромеры) и числовые (от 0 до 18) варианты. В разных географических популяциях, среди разных особей, а также в разных клетках у одной особи встречены разнообразные сочетания определенных типов В-хромосом.

Приведены примеры рутинного и разных типов дифференциального (С-, G-, Q-, Ag-NOR-) окрашивания А- и В-хромосом мышей. Основной набор хромосом у всех животных состоял из 48 постоянно присутствующих А-хромосом, образующих плавно убывающий по величине ряд акроцентриков. Особи без В-хромосом встречены редко (рис. 1). В-хромосомы легко отличались по морфологии от А-хромосом. В большей части материковых дальневосточных популяций мышей обнаружены преимущественно макро



В-хромосомы. В ряде других популяций (чаще сибирских и хоккайдской) имелись животные с различными сочетаниями макро и микро В-хромосом.

**С-окрашивание.** Анализ дифференциального С-окрашивания аутосом восточноазиатской мыши на структурный гетерохроматин показал, что все изученные популяции имели сходство в локализации С-блоков в прицентромерных районах всех аутосом и половой Х-хромосомы. Исключение составили особи двух о-вов Сахалин и Стенина, где на двух-трех или на одной парах средних аутосом, соответственно, отсутствовали С-блоки, тогда как на одной-двух других парах аутосом наблюдалось увеличение размеров прицентромерных С-блоков (Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000; **Roslik**, Kartavtseva, 2001; **Рослик** и др., 2003). Половые хромосомы хорошо идентифицировались С-методом: это крупная по величине акроцентрическая Х-хромосома и средняя либо одна из мелких (примерно соотносимых по размеру с 17-18 парами аутосом) акроцентрическая Y-хромосома, которая обычно имела плотное гомогенное окрашивание. С-окраска оказалась наиболее показательна для изучения В-хромосом. Микро В-хромосомы обычно окрашивались полностью С-положительно и интенсивнее, чем гетерохроматин половых хромосом. На препаратах со слабой спирализацией хромосом у некоторых особей, чаще – дальневосточных популяций, видна двуплечая структура некоторых микрохромосом. Двуплечие макрохромосомы у мышей Приморского, Хабаровского краев имели слабое гомогенное окрашивание. Отмечено сходство рисунка С-окраски самой крупной субтелоцентрической В-хромосомы особи из пос. Новолитовск (юг Приморского края) с половой Х-хромосомой, но интенсивность окраски В-хромосомы более слабая, и характер окрашивания – более размытый. Рядом авторов в популяциях мышей ДВ России, Китая и Кореи также выявлено слабое С-окрашивание макро В-хромосом (негативное, по сравнению с А-хромосомами) (Bekasova et al., 1980; Abe et al., 1997; Wang et al., 2000). В популяциях мышей Сибири и Хоккайдо на двуплечих макро В-хромосомах нами выявлены прицентромерные С-блоки, аналогично таковым на А-хромосомах. Подобная картина наличия С-блоков на макро В-хромосомах и интенсивная С-окраска микро В-хромосом описана другими авторами для некоторых сибирских и японских популяций вида (Раджабли, Борисов, 1979; Борисов, 1980а, б; Волобуев, 1980; Тимина и др., 1980; Борисов, 1981; 1990б; Борбиев, 1991; Abe et al., 1997; Trifonov et al., 2002). Различный характер С-окрашивания макро В-хромосом дальневосточных особей, с одной стороны, и сибирских и хоккайдских мышей, с другой, позволяет предполагать различные механизмы и пути возникновения В-хромосом в популяциях ДВ, Сибири и о-ва Хоккайдо (Картавцева, 2002; Андрееenkova и др., 2003; Kartavtseva, **Roslik**, 2004; Рубцов и др., 2004а, б; Rubtsov et al., 2004а, б; Рубцов и др., 2005).

**Г-окрашивание.** Г-окраска хромосом позволила надежно идентифицировать гомологичные хромосомы. По нашему мнению, характер Г-исчерченности аутосом исследованных животных аналогичен у мышей из разных популяций Сибири и ДВ. Половая Х-хромосома имела ярко окрашенный Г-сегмент в прицентромерном районе, а также – два Г-сегмента в интеркалярной области, которые, в свою очередь, состоят из сдвоенных ярких Г-блоков, что различимо при слабой спирализации. Половая Y-хромосома очень интенсивно окрашена в области теломерных районов и менее интенсивно – в области прицентромерного района. Двуплечие В-хромосомы приморских популяций мышей часто имели плотность окрашивания, аналогичную Х-хромосоме, т.е. по всей длине. Однако характер их окрашивания был более размытый, чаще всего, без четких Г-сегментов. Крупные и средние В-метацентрики имели либо целиком интенсивное Г-окрашивание, либо более интенсивное – в области плечей, а в области центромеры интенсивность окраски была низкая. Мелкие же В-метацентрики имели, как правило, гомогенное слабое (негативное) окрашивание по всей длине хромосомы. Также негативно (слабо, диффузно) окрашивались мини и микро В-хромосомы (Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000; Kartavtseva, **Roslik**, 2004). Практически отсутствие Г-исчерченности на макро В-хромосомах, их интенсивная окраска по всей длине, и негативный характер окраски микро В-хромосом подтверждается также и литературными данными (Bekasova et

al., 1980; Борисов, 1980а, б; Волобуев, 1980а; Тимина и др., 1980; Борисов, 1981; 1990б; Борбиев, 1991; Abe et al., 1997; Wang et al., 2000).

**Q-окрашивание.** Мы изучили часть особей *A. p. praetor* (n=22) и 1 особь *A. p. giliacus* (Сахалин) на способность их хромосом к Q-окрашиванию. По интенсивности флуоресценции А- и В-хромосомы *A. p. praetor* слегка отличались друг от друга. В-хромосомы окрашивались практически целиком и специфических Q-полос не имели. Крупные и средние макро В-хромосомы имели почти гомогенное окрашивание плечей и более слабое окрашивание околоцентромерных областей. Мелкие макро и мини В-хромосомы имели менее интенсивную флуоресценцию, чем крупные. Характер окрашивания Q-полос А-хромосом всех исследованных особей был идентичен G-дифференциации. Сходства в характере G- и Q-окрашивания А- и В-хромосом при исследовании кариотипов животных отмечали многие исследователи. Слабая флуоресценция микро В-хромосом были отмечены и другими авторами у *A. peninsulae* (Hayata, 1973; Abe et al., 1997), а, например, у крысовидного хомячка также показана тусклая флуоресценция мелких В-хромосом, сходная с флуоресценцией короткого плеча Y хромосомы (Борисов, 1980в).

**Ag-NOR-окрашивание.** Нами впервые было изучено Ag-NOR-окрашивание этого вида и показана локализация ЯО-районов в теломерной области не только двух пар средних аутосом, но и двуплечих В-хромосом, но размер ЯО-блоков на В-хромосомах часто меньше, чем на аутосомах (Картавцева, Павленко, Слепова (Рослик), 1988; Боескоров и др., 1995; Rubtsov et al., 2004а). Другие исследователи выявляли ЯО-районы только на аутосомах восточноазиатской мыши, а на В-хромосомах им не удавалось их обнаружить (Борбиев, 1991; Wang et al., 2000; Trifinov et al., 2002). Обычно на В-хромосомах млекопитающих редко выявляются районы ядрышкового организатора. Хотя у двух видов бразильских грызунов (*Akodon montensis* и *Oryzomys angouya*) также обнаружены ЯО-районы на В-хромосомах (Silva, Yonenaga-Yassuda, 2004).

Если сравнить способность к дифференциальному окрашиванию микро В-хромосом восточноазиатской мыши и микрохромосом представителей других позвоночных (например, птиц семейства Corvidae), имеющих в кариотипах эти микрохромосомы в качестве обязательного элемента набора, то можно увидеть некоторые различия. В противоположность интенсивной С-окраске микро В-хромосом мышей, лишь небольшая часть микрохромосом птиц окрашиваются почти целиком С-положительно, другие же почти не имеют С-окраски. При G- и Q-окраске некоторые из более крупных по размеру микрохромосом птиц имеют поперечную исчерченность, а при Ag-NOR-окрашивании ЯО-районы выявляются именно на микрохромосомах птиц (Рослик, Крюков, 2001). Тогда как при этих же типах окраски микро В-хромосомы мышей окрашены негативно, а ЯО-районы выявляются только на макро В-хромосомах, как было выявлено нами у 25 сибирских и дальневосточных особей (Картавцева, Павленко, Слепова (Рослик), 1988; Rubtsov et al., 2004а).

#### **Система В-хромосом восточноазиатской мыши материковых популяций**

В ходе исследования кариотипов восточноазиатской мыши нами были выявлены как животные со стабильными кариотипами, так и особи-мозаики, с вариациями хромосомных чисел. Для каждой популяции восточноазиатской мыши характерны свои хромосомные характеристики (Картавцева, Павленко, Слепова (Рослик), 1988; Картавцева, Павленко, Рослик, 1990; Kartavtseva, Roslik, 1993; Kartavtseva et al., 1999; Картавцева, Рослик, Павленко, 2000; Roslik, Kartavtseva, 2001; Картавцева, Рослик, 2006; обзоры: Рослик и др., 2003; 2004; 2005; Рослик, Картавцева, 2003а; Kartavtseva, Roslik et al., 2000; Kartavtseva, Roslik, 2004; Roslik et al., 2005; Rubtsov et al., 2004а, б; Рубцов и др., 2004б; 2005). В данном разделе для каждого места отлова подробно описаны спектры изменчивости числа, размеров и морфологии В-хромосом у мышей со стабильными кариотипами и у особей-мозаиков, рассчитаны значения средней частоты В-хромосом на особь (индекс хВ) и число клеточных клонов. Для каждой особи представлены варианты клонов в виде формулы числового кода, а также процент

каждого клона клеток. Хромосомные характеристики подробно рассмотрены, сначала для материковых, а затем - островных популяций, с учетом подвидовой принадлежности животных. Обобщенные данные по хромосомным характеристикам (вариациям  $2n$ , коэффициентам  $xV$ , числу клонов, % особей-мозаиков и др.) объединенных популяций и подвидов приведены в таблице.

**Таблица. Хромосомные характеристики восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 из материковых и островных локалитетов Сибири и ДВ**

Локалитет* / число клонов	Вариации $2n^{**}$	$xV$ (min-max)	n	% животных		
				мозаиков	со стабильным $2n$	
					с В-хр.	без В-хр.
Сибирь (№№ 1-12) <i>A. p. nigritalus</i> Hollister, 1913						
Западная Сибирь (№№ 1-3)/1-7	51-59/55	6,56 (6-7)	7	85,7	14,3	0
Республика Тыва (№№ 4-5)/2-6	51-66	10,1 (5,2-15)	7	100,0	0	0
Читинская область (№№ 6-12)/1-6	48-57/50-55	5,37 (3,8-7)	25	76,0	24,0	0
Дальний Восток, материковые популяции: <i>A. p. praetor</i> Miller, 1914						
Магаданская, Амурская, Еврейская Автоном. области (№№ 13-16)/1-4	48-52/50	1,63 (1,0-2,0)	10	70,0	30,0	0
Хабаровский край (№№ 17-24)/1-5	48-55/48-52	1,60 (0-4,0)	67	61,2	16,4	22,4
Приморский край (№№ 25-53)/1-6	48-55/48-52	1,84 (0-4)	281	62,3	27,4	10,3
<i>A. p. peninsulae</i> Thomas, 1906						
Ю. Корея (№ 54)/2,3	48-51	1,5	4	100,0	0	0
ДВ, островные популяции: <i>A. p. praetor</i> Miller, 1914						
о-в Русский (№ 55)/1-5	48-52/49-53	1,93	15	66,7	33,3	0
о-в Стенина (№ 56)/1	48	0	16	0	0	100,0
<i>A. p. giliacus</i> Thomas, 1907						
о-в Сахалин: (№№ 57-62)/1	48	0	55	0	0	100,0
о-в Хоккайдо (№ 63, Япония)/2-4	51-58	6,43	7	100,0	0	0

Примечание: \* - номера локалитетов соответствуют цифрам, указанным на рис. 1; \*\* - для регионов показаны: размах изменчивости диплоидных чисел ( $2n$ ) для особей-мозаиков, а через дефис –  $2n$  для животных со стабильными кариотипами;  $xV$  – среднее число В-хромосом на особь, усредненное значение для региона.

На материковой части ареала исследованы кариотипы 39 животных из 12-ти сибирских локалитетов и 362 особи из 42 места отлова в популяциях ДВ России и Кореи. Данные по характеру и качеству мозаицизма для изученных популяций даны в таблице и будут обобщены ниже.

В ходе нашего исследования выяснилось, что в кариотипах всех экземпляров *A. p. nigritalus* сибирских популяций и *A. p. praetor* Магаданской, Амурской и Еврейской Автономной областей присутствовали В-хромосомы. Особи, не имеющие В-хромосом в наборах, встречены только в некоторых популяциях Хабаровского (22,4% мышей) и Приморского (10,3% особей) краев (табл. и рис. 1).

В большинстве сибирских популяций *A. p. nigritalus* численно преобладал 5-й класс – микрохромосомы, хотя отмечены все 1-5 размерно-морфологические классы В-хромосом. Наиболее часто обнаружены хромосомные числа: 53, 55 и 54. Среднее число В-хромосом на особь изменялось от 3,8 до 7 и до 15.

В целом, описанные материковые дальневосточные популяции *A. p. praetor* отличались от сибирских по количественному и качественному составу входящих в их кариотипы В-хромосом. Общие тенденции популяций ДВ сводятся к более низким вариациям диплоидных чисел (от 48 до 55), по сравнению с сибирскими популяциями (от 48 до 66). Наиболее часто отмечено 50 и 49 хромосом у животных Магаданской, Амурской областей и Еврейской АО; 48 и 50 хромосом – у мышей Хабаровского края и 49 и 50 – у животных Приморского края. Чаще всего в популяциях ДВ встречены макрохромосомы 2-го и 3-го, реже 1-го и 4-го классов и микрохромосомы. Следует отметить, что большая часть выявленных нами микро В-хромосом у дальневосточных особей, вероятно, должны быть отнесены к минихромосомам, вследствие наличия у некоторой части этих В-хромосом распознаваемой морфологии (Rubtsov et al., 2004a). Индекс хВ изменялся в разных популяциях ДВ: от 0 до 2,67, максимально – до 4. Хромосомные характеристики (коэффициент хВ, частоты встречаемости особей-мозаиков и др.) в разных популяциях и даже в одной и той же популяции в разные годы исследования изменялись волнообразно, от года к году.

Изученные 4 особи популяции *A. p. peninsulae* № 54 Корейского полуострова были мозаиками с разбросом хромосомных чисел от 48 до 51 (табл.). Эти животные оказались сходными по числу, размерам и морфологии В-хромосом, преобладанию клеток с  $2n=49$ , характеру мозаицизма, индексу хВ ( $=1,5$ ) со многими дальневосточными, в особенности с приморскими, популяциями *A. p. praetor*.

### Хромосомные характеристики островных популяций *A. peninsulae*

Исследовано два подвида *A. peninsulae*, отловленных на четырех дальневосточных островах ( $n=93$ ): популяции *A. p. praetor* Miller, 1914 о-вов Русский и Стенина и популяции *A. p. giliacus* Thomas, 1907 о-вов Сахалин (6 мест отлова) и Хоккайдо (Япония) (Kartavtseva, **Roslik**, 1993; Sawaguchi et al., 1998a, b; Kartavtseva et al., 1999; Картавцева, **Рослик**, Павленко, 2000; Kartavtseva, **Roslik** et al., 2000; **Roslik**, Kartavtseva, 2001; **Рослик**, Картавцева, 2003б; **Рослик** и др., 2003; 2004; Kartavtseva, **Roslik**, 2004; **Roslik** et al., 2005). Островные подвиды по кариологическим характеристикам оказались неоднородны. В кариотипах *A. p. giliacus* о-ва Сахалин и *A. p. praetor* о-ва Стенина (Залив Петра Великого, юг Приморья) В-хромосом не обнаружено (табл.). Так, изучая кариотипы мышей о-ва Сахалин на протяжении ряда лет, мы не выявили ни одной особи с В-хромосомами, однако в длительной культуре клеток у сахалинских мышей появлялись полиплоидные клетки, имеющие В-хромосомы (Sawaguchi, Obara, Kartavtseva, **Roslik** et al., 1998a, b). Кариотипы всех мышей двух других о-вов - Русский и Хоккайдо характеризовались полиморфизмом по В-хромосомам. По размаху изменчивости числа В-хромосом, соотношению в кариотипе разных размерно-морфологических классов В-хромосом и характеру мозаицизма мыши о-вов Русский и Хоккайдо кардинально отличались друг от друга. В хромосомных наборах *A. p. praetor* о-ва Русский имелось от 0 до 5 В-хромосом ( $2n=48-53$ ) (табл.), и преобладали клетки с 0 и с 1-й В-хромосомой, трехклоновые особи-мозаики и встречаемость мышей-мозаиков была 66,7%. Среди модальных хромосомных чисел преобладали клетки с 48 и 49 хромосомами. Очевидно, что по хромосомным характеристикам эти особи были близки с некоторыми материковыми приморскими и хабаровскими популяциям мышей. У *A. p. giliacus* о-ва Хоккайдо имелось от 3 до 10 В-хромосом ( $2n=51-58$ ), преобладали клетки с 4-мя, а также с 8-ю В-хромосомами. Среди модальных чисел преобладали клетки с 56 и 52 хромосомами, чаще отмечены четырехклоновые особи-мозаики, что сближает их с сибирскими животными (табл.).

### 3.2. Анализ хромосомных параметров *A. peninsulae*

По результатам дискриминантного анализа показано, что в количественном и качественном составе В-хромосом, имеющих в кариотипах популяций *A. peninsulae* Сибири и ДВ, выявлены недостоверные различия между самцами и самками по всем параметрам и коэффициентам Краскал-теста (Kruskal-Wallis ANOVA by Ranks) и медианного теста (Median Test). Различия были недостоверны как между особями без В-хромосом (Kruskal-Wallis test:  $H$  (df=1, N=494)=0,2524743;  $p=0,6153$ ; Median Test:  $\chi^2=0,2529864$ , df=1,  $p=0,6150$ ), так и между мышами с разными числами и типами В-хромосом, например, с 1-2 макро В-хромосомами (Kruskal-Wallis test:  $H$  (df=1, N=494)=0,6378704;  $p=0,4245$ ; Median Test:  $\chi^2=0,000000$ , df=1,  $p=1,000$ ).

Благодаря анализу системы В-хромосом восточноазиатской мыши Сибири и ДВ, нами были выявлены все описанные в литературе размерные типы В-хромосом, включая микрохромосомы. Кроме того, были найдены новые размерные типы, такие как сверхкрупная субтелоцентрическая В-хромосома, превышающая самые крупные А-хромосомы набора; мини В-хромосомы, в 2-3 раза мельче самых мелких А-хромосом, но имеющие различимую морфологию - в некоторых популяциях Приморского, Хабаровского краев (Kartavtseva, **Roslik**, 2004; Rubtsov et al., 2004a) и Читинской области.

Также были обнаружены все возможные морфологические типы В-хромосом: от двуплечих до акроцентрических и точечных, с неясным положением центромеры. Редко отмечены средние и мелкие sm и st, еще реже - мелкие a и крупные sm и st.

Макро В-хромосомы встречаются во всех исследованных популяциях *A. peninsulae*, хотя в каждой популяции преобладали свои размерно-морфологические типы В-хромосом. Общим признаком системы В-хромосом изученных нами одной хоккайдской и сибирских популяций восточноазиатской мыши является преобладание 5-го класса В-хромосом (микрохромосом), но, как правило, в сочетаниях со 2-м и 3-м, реже – с 1-м или 4-м классами макрохромосом. Это сближает животных с особями, изученными другими авторами из Западных Саян, Восточной Сибири, Монголии и о-ва Хоккайдо (Kral, 1971; Hayata, 1973; Волобуев, 1979; Раджабли, Борисов, 1979; Борисов, 1986б; 1990б, в; Борбиев, 1991; Борисов, Малыгин, 1991 и др.). Для дальневосточных популяций (материковых российских, корейских популяций и экземпляров о-ва Русский), напротив, показано преобладание макро В-хромосом 2-го и 3-го классов и редко отмечены макрохромосомы 1-го и 4-го классов, а также – мини и микро В-хромосомы. По этим особенностям системы В-хромосом большая часть популяций ДВ близка к популяциям Прибайкалья, Телецкого озера и Коломинской популяцией, где выявлены только макро В-хромосомы и отсутствуют микрохромосомы (Kral, 1971; Волобуев, 1979; Тимина и др., 1980; Борисов, 1986а; 1990а, г; Zima, Macholán, 1995). Некоторые популяции Приморского и Хабаровского краев, где число микро В-хромосом не превышает трех, близки популяциям Бурятии (Борбиев, 1991; Борисов, Малыгин, 1991) и некоторым популяциям о-ва Хоккайдо (Abe et al., 1997).

При сопоставлении разных типов В-хромосом в изученных популяциях, было выявлено, что систему В-хромосом забайкальских животных составляют варианты, имеющиеся в кариотипах как сибирских (сочетания макро В-хромосом с обязательно присутствующими микро В-хромосомами, но число последних не превышает 9-ти), с одной стороны, так и дальневосточных особей (наличие двуплечих, чаще мелких и/или средних макро В-хромосом, не превышающее 6-ти в числе) - с другой стороны. Также изученные нами мыши Читинской области по системе В-хромосом были близки к большей части изученных другими авторами забайкальских животных: бурятским особям и экземплярам из северо-восточной Монголии. Из чего нами ранее было сделано предположение о принадлежности мышей Бурятии к подвиду *A. p. major* Radde, 1862 (Картавцева, **Рослик**, 2006).

В литературе имеются работы по кариологии рыб, ящериц, в которых также были выявлены разные размерно-морфологические типы макро и микро В-хромосом, и найдены особи, как имеющие только макро, так и только микро В-хромосомы (Maistro et

al., 1992; Moreira-Filho et al., 2004; Bertolotto et al., 2004). Уникальность встречаемости разных типов В-хромосом в кариотипах восточноазиатской мыши состоит в том, что в природных популяциях нами практически не встречено особей, несущих исключительно микро В-хромосомы, а выявлены особи либо только с макро В-хромосомами (большая часть дальневосточных животных), либо особи, имеющие сочетания макро и микро В-хромосом (сибирские, хоккайдские животные).

Наши исследования дополнили литературные данные о числовых вариациях В-хромосом в разных популяциях восточноазиатской мыши Сибири и Дальнего Востока. Так, в материковых популяциях спектры изменчивости по варьированию чисел В-хромосом были шире у сибирских особей (0-18, до 17 микрохромосом), в сравнении с дальневосточными (0-7, до 3 микрохромосом), а в островных популяциях – у хоккайдских (3-10, до 8 микрохромосом) шире, чем у особей о-ва Русский (0-5, до 2 микрохромосом)

(табл.). Исследованные нами хоккайдская и сибирские популяции имели сходства кариотипов с изученными другими авторами некоторыми популяциями *A. peninsulae* Западной и Восточной Сибири, Прибайкалья, Монголии, Японии и Китая (Hayata et al., 1970; Hayata, 1973; Волобуев, 1979; Тимина и др., 1980; Борисов, 1990в; г; Борисов, Малыгин, 1991; Abe et al., 1997; Wang et al., 2000).

По обобщенным собственным и литературным данным, числа макро/микро В-хромосом у сибирских животных изменялись от 0 до 10/и от 0 до 20, а -, а у дальневосточных – от 0 до 7/ и от 0 до 3 (0-2 мини), соответственно.

Согласно собственным и литературным данным, во всех популяциях восточноазиатской мыши Сибири (1-4), Монголии (5) и о-ва Хоккайдо (16), а также в одной центрально-китайской популяции (11) существование высоких чисел В-

хромосом обусловлены наличием, как правило, микро В-хромосом, тогда как в дальневосточных популяциях мышей (6-10, 12, 13) в создание их системы В-хромосом очевиден вклад макро В-хромосом (рис. 2).

Дискриминантный анализ популяций мышей с разными вариациями чисел макро и микро В-хромосом позволил достоверно разделить их на две крупные группы: сибирскую и дальневосточную (рис. 3). Не показано отличий у особей левого и правого берега р. Амур Хабаровского края. Более того, эти экземпляры оказались внутри облака, описывающего положение на плоскости двух канонических переменных особей Приморского края, что позволило в последующем анализе объединить эти группы животных. Согласно данным статистического анализа, по числовым вариациям макро В-хромосом исследованные популяции мышей Сибири и ДВ фактически перекрываются и не имеют достоверных различий между собой. Основной вклад в дискриминацию между группами сибирских и дальневосточных популяций мышей вносят разные числовые вариации микро В-хромосом. Причем, перекрывание областей отмечено у особей Сибири

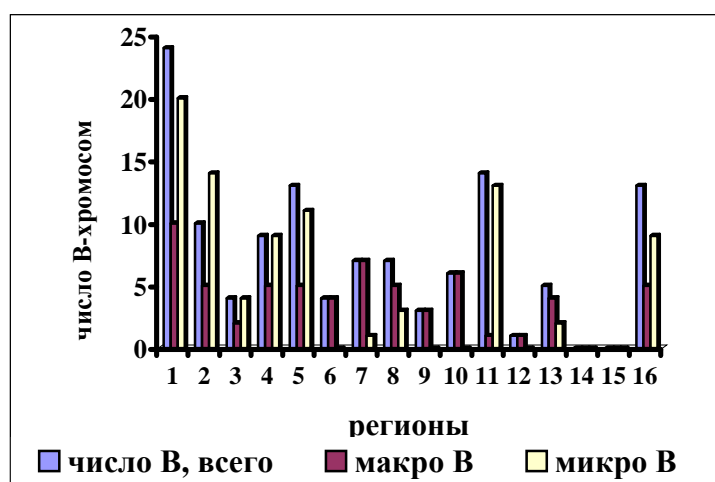


Рис. 2. Кариологические характеристики подвидов *Apodemus peninsulae* в разных географических регионах: материковые популяции - *A. p. nigritalus*: 1 – юго-западная Сибирь, 2 – оз. Байкал, 3 – Бурятия, 4 – Читинская область; *A. p. major*: 5 – Монголия; *A. p. praetor*: 6 – Магаданская, Амурская, Еврейская Автономная области, 7 – Хабаровский край, 8 – Приморский край, 9 – северо-восточный Китай; *A. p. peninsulae*: 10 – Корея; *A. p. sowerbyi*: 11, 12 – центр. Китай; островные популяции - *A. p. praetor*: 13 – о-в Русский, 14 – о-в Стенина; *A. p. giliacus*: 15 – о-в Сахалин, 16 – о-в Хоккайдо.

и о-ва Хоккайдо, с одной стороны и мышей ДВ и о-ва Русский – с другой, что также соответствует полученным кариологическим данным (рис. 3).

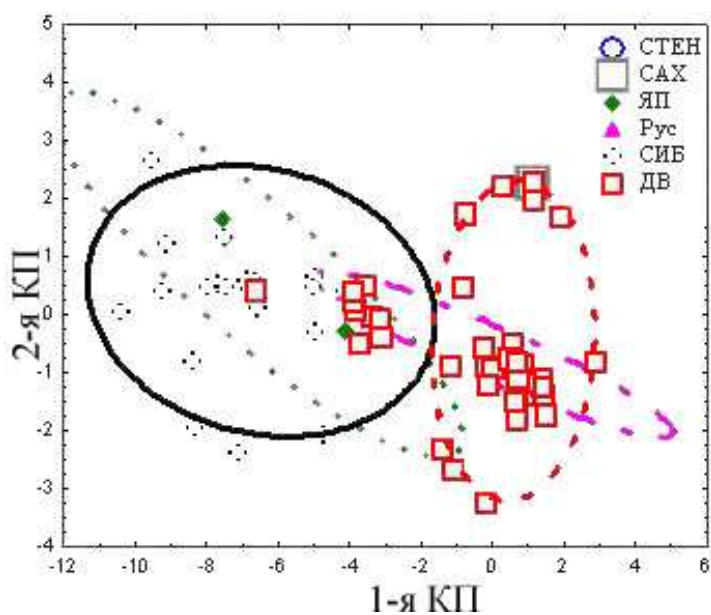


Рис. 3. Распределение объединенных выборок восточноазиатской мыши с разными числами В-хромосом в материковых и островных популяциях регионов: СИБ – Сибири, ДВ - Дальнего Востока России (материковые популяции) и островов: САХ - Сахалин, СТЕН - Стенина, Рус - Русский; ЯП - Хоккайдо (Япония).

у других видов этого же рода она более низкая (Wójcik et al., 2004). В целом по ареалу получена наиболее гетерогенная картина по частоте особей с микро В-хромосомами, чем по частоте особей с макро В-хромосомами. Наибольшие значения частоты особей с микро В-хромосомами выявлены в большинстве сибирских, монгольских, хоккайдских и некоторых китайских популяциях восточноазиатской мыши.

#### Исследование мозаицизма у восточноазиатской мыши

В популяциях восточноазиатской мыши было выявлено 2 типа кариотипов – стабильный и мозаичный. В разделе приведены частоты встречаемости особей-мозаиков в разных популяциях и обобщены данные по характеру мозаицизма и варьированию числа клеточных клонов в каждом регионе.

Наши данные дополнили известные литературные сведения о существовании у восточноазиатской мыши изменчивости по В-хромосомам на внутрииндивидуальном уровне (Бекасова, Воронцов, 1975; Раджабли, Борисов, 1979; Волобуев, 1980а; обзоры: Рослик и др, 2003; Kartavtseva, Roslik, 2000; Kartavtseva, Roslik, 2004). У большей части изученных нами особей мозаицизм преимущественно был связан с варьированием числа В-хромосом в разных клетках одной особи. Хотя некоторые особи из многих популяций Сибири и Дальнего Востока оказались также мозаиками и по размерам или морфологии В-хромосом, т.е. при одном и том же числе хромосом в разных клонах у одной и той же особи выявлялись разные типы добавочных хромосом.

Частоты встречаемости особей-мозаиков изменялись в разных регионах от 0 до 100%. Анализ усредненных значений частоты особей-мозаиков показал, что для сибирских локалитетов эти значения были чуть более 80%, а для мышей разных дальневосточных регионов - более 60% (табл.). Для корейских и японских мышей эта частота была 100%, но там нами исследованы небольшие выборки животных из единичных локалитетов. Согласно обобщенным собственным и литературным данным, в разных регионах частоты особей-мозаиков изменялись от 0,08 (Ю. Корея) до 0,76

Как отмечено нами и другими исследователями, животные без В-хромосом встречены очень редко. Частота встречаемости особей с В-хромосомами в разных регионах изменялась от 0 до 1. По нашим данным, животные без В-хромосом найдены лишь в некоторых популяциях Хабаровского и Приморского краев и полностью отсутствуют в популяциях Сибири, Кореи и о-вов Русский и Хоккайдо (рис. 1). Напротив, в популяциях двух других дальневосточных островов (Сахалин и Стенина), встречены только особи, не имеющие В-хромосом. В роде *Apodemus* именно у восточноазиатской мыши выявлены самые высокие значения частоты особей с В-хромосомами. В целом для вида этой частота составила 0,82 (n=1187). К примеру, для вида *A. flavicollis* эта частота тоже довольно высокая – 0,45 (n=652), а

(Читинская область) и до 1,0 (Япония). Японские исследователи не учитывают существование мозаицизма у восточноазиатской мыши, считая картину численной изменчивости методическими погрешностями.

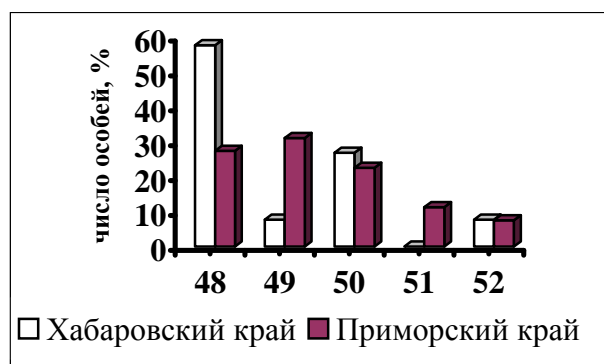


Рис. 4. Распределение числа хромосом (2n) у особей со стабильными кариотипами в популяциях мышей Хабаровского и Приморского краев. По оси x – число хромосом, по оси z – процент особей.

крае преобладали клетки с 48-ю (57,7% клеток), а также 50-ю (26,9%) хромосомами, а в Приморском крае - с 49-ю (31,1%) и 48-ю (27,4%) и с 50-ю (22,6%) хромосомами (рис. 4). Вероятно, это может быть связано с флуктуациями численности популяций животных. При этом имеет значение также и величина выборки, поскольку при объединении данных по регионам и усреднении частоты особей-мозаиков мы наблюдаем естественное изменение значения этой частоты. Ранее И.В. Картавцева (1999) на примере изучения кариотипов *A. peninsulae* двух заповедников (Уссурийский и Кедровая Падь), показала, что частота особей-мозаиков изменяется также в зависимости от сезона года (весна, лето, осень).

Общее число клонов в разных популяциях мышей Сибири изменялось от 1 до 7, а в популяциях ДВ – от 1 до 6. Показано, что по характеру мозаицизма популяции Сибири и ДВ отличались по преобладающим типам клеточных клонов. Так, в сибирских популяциях преобладали трех-, четырех- и пятиклоновые мозаики, реже встречены одно- и двухклоновые, хотя у забайкальских мышей преобладали именно одно- и двухклоновые животные. В популяции о-ва Хоккайдо преобладали четырехклоновые мозаики (как и в Сибири), а в дальневосточных популяциях – одно-, двух- и трехклоновые, а четырехклоновые и выше встречались редко. У мышей о-ва Русский чаще отмечены трехклоновые мозаики (как в некоторых материковых ДВ популяциях), а на о-вах Стенина и Сахалин встречены только животные с одним клоном, без В-хромосом. Характер мозаицизма восточноазиатской мыши сопоставим с таковым у других млекопитающих. Так, у серебристо-черных лисиц выявлено до 6 (Беляев и др., 1974б), у косули – до 5 клеточных клонов (Данилкин, 1999).

#### **Общая кариологическая характеристика *A. peninsulae* на основе некоторых частотных параметров В-хромосом**

Мы провели обобщенное межпопуляционное сравнение всех исследованных нами особей по некоторым характеристикам В-хромосом: коэффициенту  $x_B$ , частоте встречаемости особей-мозаиков и частоте особей без В-хромосом, используя кластерный анализ (рис. 5). На его основе были рассчитаны средние показатели по этим частотам для 16 географических регионов: Западная Сибирь (ЗС), Республика Тыва (Т), Читинская (ЧО), Магаданская (МАГ), Амурская (АО) области, Еврейская АО (ЕО), Хабаровский край (ХАБ), 4 зоны Приморского края (ЦП, ЗП, ВП, ЮП – центральная, западная, восточная и южная), Корея (КОР) и острова: Русский (РУС), Стенина (СТЕН), Сахалин (САХ) и Хоккайдо (ХОК). Согласно проведенному Краскал-тесту, популяции достоверно различаются ( $H(df=15, N=66)=42,1531, p=0,0002$ ) по коэффициентам  $x_B$ . Животные

Впервые нами выявлена тенденция к изменению частоты встречаемости особей-мозаиков и животных со стабильными кариотипами, не только в разных географических локалитетах, но и в одном и том же локалитете – для выборок, проанализированных в разные годы отлова. Более того, по нашим данным, кривые по распределению клеток с разным числом хромосом у особей-мозаиков и животных со стабильными кариотипами, как правило, не совпадают и изменяются в разных популяциях и в одной популяции в разные годы исследования. Например, в объединенных группах особей со стабильными кариотипами в Хабаровском



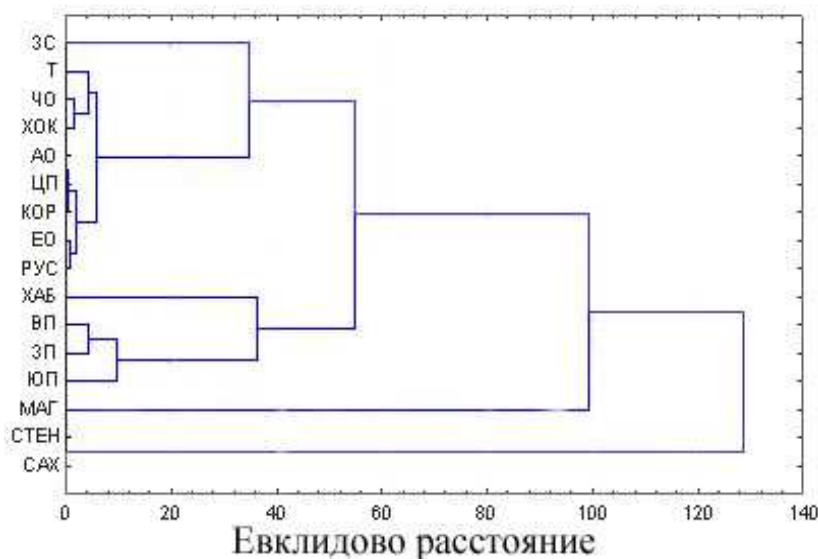


Рис. 5. Кластерный анализ популяций восточноазиатской мыши на основе трех частотных параметров (средней частоты В-хромосом на особь ( $x_B$ ), частоты особей-мозаиков и частоты особей без В-хромосом). Обозначения регионов даны в тексте.

отмечены следующие пределы варьирования:  $2n$  – от 48 до 66, чисел В-хромосом – от 0 до 18, чисел макро/микро В-хромосом – 0-6/0-17 (1-6/1-8 – в Западной Сибири, 0-6/0-17 – в Тыве, **0-5/0-9, 0-1 мини – в Читинской области**), индекса  $x_B$  – от 3,8 до 15 (средние значения были: 6,6 в Западной Сибири, 10,1 – Тыве, **5,4 – в Читинской области**), числа клонов – от 1 до 7 (от 1 до 6 - в Тыве и Читинской области). Частота встречаемости особей с В-хромосомами была 100%, частота встречаемости особей-мозаиков изменялась от 0 до 1, в среднем для популяций составила 0,82, преобладали высококлоновые (пяти-, трех- и четырехклоновые), **а в Читинской области - одно- и двухклоновые** особи-мозаики.

Подвид *A. p. praetor* оказался кариологически очень гетерогенным. Отмечены следующие пределы варьирования:  $2n$  – от 48 до 55, чисел В-хромосом – от 0 до 7, чисел макро/микро В-хромосом – 0-7/0-3 (0-4/0 – в Магаданской и Амурской областях, 0-2/0 – в Еврейской АО, 0-7/0, 0-1 мини – в Хабаровском крае, 0-5/0-3, 0-2 мини – в Приморском крае, включая и о-в Русский) индекса  $x_B$  – 0 до 4 (средние значения в объединенных географических выборках были: 2 – Магаданской и Амурской областях, 1,3 – в Еврейской АО, 1,6 – в Хабаровском крае, и 1,8-2 - в четырех климатических зонах Приморского края, и 1,9 на о-ве Русский), числа клонов – от 1 до 6. Частота встречаемости особей с В-хромосомами и частота особей-мозаиков изменялись от 0 до 1, последняя в среднем составила 0,62 – для всех материковых популяций ДВ и 0,67 – для о-ва Русский. Преобладали низкокловые животные (одно-, двухклоновые – в Магаданской, Амурской областях, Еврейской АО, Хабаровском и Приморском краях, одно и трехклоновые – у мышей о-ва Русский, один клон, без В-хромосом – у мышей о-ва Стенина).

Учитывая промежуточные хромосомные параметры между некоторыми сибирскими *A. p. nigritalus* и дальневосточными *A. p. praetor* (по вариациям чисел В-хромосом и качеству мозаицизма) у популяций восточноазиатской мыши Читинской области, а также сходство последних с монгольскими *A. p. major*, мы отнесли забайкальских особей к подвиду *A. p. major*.

Для *A. p. peninsulae* отмечены следующие пределы варьирования:  $2n$  – от 48 до 51, чисел В-хромосом – от 0 до 3, чисел макро/микро В-хромосом – 0-3/0, числа клонов – от 1 до 3, индекса  $x_B$  составил 1,5. Частота встречаемости особей с В-хромосомами и частота особей-мозаиков была 1,0. Встречены двух- и трехклоновые особи-мозаики.

распределились в два больших кластера: в одном были особи Магаданской области и о-вов Сахалин и Стенина; а в другом – все остальные мыши. В свою очередь, второй кластер имел два кластера: первый – составили все сибирские и хоккайдские популяции, затем – особи Амурской области, Еврейской АО, Кореи, центрального Приморья и о-ва Русский. В следующий кластер вошли все остальные животные Хабаровского и Приморского краев (рис. 5).

#### Характеристика системы В-хромосом *A. peninsulae*, учитывая разделение по подвидам

Для *A. p. nigritalus*

Неоднородным по кариологическим признакам оказался островной подвид *A. p. giliacus*. Отмечены следующие пределы варьирования для популяции о-ва Хоккайдо:  $2n$  – от 51 до 58, чисел В-хромосом – от 3 до 10, чисел макро/микро В-хромосом – 0-4/1-8, а индекс  $xV$  составил 6,4; число клонов изменялось от 2 до 4; частоты встречаемости особей с В-хромосомами и особей-мозаиков равнялись 1,0 и преобладали мозаики с 4-мя клонами. В популяциях о-ва Сахалин имелся только 1 клон – без В-хромосом.

Итак, нами показано, что наиболее сильно дифференцируют популяции, а иногда и подвиды числовые характеристики В-хромосом: вариации числа макро и/или микрохромосом и индекс  $xV$ . Разнообразие системы В-хромосом просто потрясающее. В разных местах ареала могут встречаться сходные варианты и сочетания размерно-морфологических типов В-хромосом, но и у географически близких популяций при равном числе В-хромосом могут быть выявлены их разнообразные размерно-морфологические сочетания.

Вполне вероятно, что характер изменчивости разных признаков у восточноазиатской мыши связан с историей расселения вида. В то же время, характер кариологической изменчивости не всегда совпадает с изменчивостью по морфологическим, биохимическим и молекулярным признакам. Так, на основе биохимических данных, делалось предположение, что река Амур может выступать барьером, ограничивающим генетический обмен между право- и левобережными популяциями (Павленко, 1989; 1997а, б). Однако кариологические данные выявили генетическую однородность лево- и правобережных популяций *A. peninsulae*. В исследованиях на желтогорлой мыши также было показано, что уровень белкового полиморфизма и/или средней гетерозиготности не связан с частотой распределения особей с В-хромосомами по ареалу (Wojcik et al., 2004). Картина кариологической изменчивости у восточноазиатской мыши в целом согласуется с характером распределения разных гаплотипов мт ДНК гена цитохрома *b* (Serizawa et al., 2002; Челомина, 2005), где также показана наибольшая гетерогенность в популяциях Приморья и Сибири. Исключение составили корейские особи, которые, по молекулярным данным, оказались ближе к сибирским животным, тогда как по кариологическим – они ближе к приморским особям. Хоккайдские животные также по кариологическим данным ближе к сибирским, а по молекулярным – они ближе к приморским мышам.

Таким образом, по особенностям системы В-хромосом *A. peninsulae*, оказалось возможным разделить всех животных на две крупные группы: 1) «сибирскую» - включает почти все популяции Запада и Востока Сибири, Прибайкалье, Монголию, о-в Хоккайдо и одну китайскую провинцию и 2) «дальневосточную» – входят все дальневосточные популяции мышей, включая корейские и китайские, а также животные о-вов Русский, Стенина, Сахалин, Телецкого озера, новоангарские и часть прибайкальских особей. Забайкальские мыши занимают промежуточное положение между этими большими группами, т.к. имеют сходства в системе В-хромосом с обеими группировками мышей.

### 3.3. Происхождение и эволюция В-хромосом восточноазиатской мыши

В разделе обсуждаются причины формирования кариотипов с полиморфизмом и без него в островных популяциях восточноазиатской мыши, а также приводятся две основные гипотезы мономорфизма (принцип основателя и вирусные инфекции) сахалинских популяций.

Так, в литературе имела место гипотеза о связи внутривидового полиморфизма по В-хромосомам с последствиями вирусных заболеваний (Бекасова, Воронцов, 1975). В частности, мономорфизм сахалинских мышей связывали с различной степенью участия мышей с острова и с материка в поддержании природных очагов клещевого энцефалита (КЭ). Отсутствие В-хромосом у сахалинской популяции мышей связывали с отсутствием КЭ на о-ве Сахалин (Бекасова, 1980а; 1984). Позднее было доказано наличие КЭ на Сахалине (Артюхов и др., 1992; Евсеева, 1998). Также было

показано что на западе и востоке России циркулируют разные штаммы вирусов КЭ, имеющие свои антигенные характеристики (Злобин и др., 1990).

Мы наблюдали факт возникновения микро В-хромосом в лабораторной популяции 1, после заражения беременной самки вирусом КЭ. Ранее у особей из природы, откуда была родоначальница лабораторной линии, не было найдено микрохромосом, хотя позднее были выявлены, предположительно, мини В-хромосомы. У всех же лабораторных особей имелись микро В-хромосомы, как обязательный элемент системы В-хромосом. Размер их был в 5-6 раз меньше самых мелких А-хромосом, и их число изменялось от 0 до 4-х, причем у трех мышей имелись клоны клеток только с микро В-хромосомами. В лабораторной популяции 2 (n=3), после заражения вирусом ГЛПС, у особей не было выявлено микрохромосом. Все обнаруженные В-хромосомы относились к 3-му размерно-морфологическому классу, что сближало этих мышей с животными из природной популяции. Нами была предложена гипотеза о связи вируса КЭ с появлением в кариотипах дальневосточных мышей микро В-хромосом (Roslik et al., 1998).

Совместно с новосибирскими коллегами (Н.Б. Рубцовым, Т.В. Карамышевой и др. ИЦИГ СО РАН) нами проводилась работа по изучению молекулярной организации В-хромосом восточноазиатской мыши из ряда дальневосточных и сибирских популяций. Полученные данные позволили на новом уровне рассмотреть вопрос о происхождении и возможной роли В-хромосом в эволюции генома эукариот и предложить новый механизм их формирования (Андреенкова и др., 2003; Рубцов и др., 2004а, б; Rubtsov et al., 2004а,б; Рубцов и др., 2005). В качестве вероятной гипотезы появления В-хромосом у восточноазиатской мыши обсуждается несбалансированная паразитическая модель, объясняющая появление В-хромосом в геноме большей части эукариот (Camacho et al., 1997; 2003). Наиболее вероятным сценарием возникновения и дальнейшей эволюции В-хромосом представляются хромосомные перестройки, принципиально сходные с перестройками, приводящими к формированию сверхчисленных маркерных хромосом человека (МХ) (Рубцов и др., 2003), с последующей амплификацией ДНК сверхчисленной хромосомы.

Показано, что значительное число изученных В-хромосом восточноазиатской мыши составляют изохромосомы (Рубцов и др., 2005). Вероятно, они представляют собой результат повторных хромосомных перестроек с точками разрыва в прицентромерных районах. Сравнение состава ДНК микро В-хромосом мышей Сибири и самых маленьких В-хромосом мышей ДВ России позволило предположить их принадлежность к разным типам В-хромосом. При перекрестной гибридизации ДНК-проб из микро В-хромосом мышей Сибири и самых маленьких В-хромосом мышей ДВ не выявлено какой-либо гомологии их ДНК, что дало основание предположить различные пути эволюции микро и макро В-хромосом (Rubtsov et al., 2004а; Рубцов и др., 2005). Основываясь на гомологии ДНК прицентромерных районов В-хромосом западносибирских и хоккайдской популяций с прицентромерными районами аутосом, было предположено, что их В-хромосомы происходят, вероятно, из аутосом, а В-хромосомы материковых дальневосточных особей, вероятно, являются производными половых хромосом. Аналогичное независимое, множественное ("multiregional") происхождение В-хромосом было выявлено у кузнечика *Eyprepocnemis plorans*, где источником В-хромосом могли быть: у восточных популяций (Кавказ) – очень мелкие аутосомы, тогда как у западных популяций (Испания, Марокко) – половая X хромосома (Cabrejo et al., 2003).

## ВЫВОДЫ

1. Исследование 494 особей восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* из ранее не изученных популяций Забайкалья и Дальнего Востока позволило выявить сложный характер изменчивости системы В-хромосом, связанной с разными числами (варьируют от 0 до 18) и размерно-морфологическими типами макро- и

микрохромосом. По вариациям числа, морфологии и характеру дифференциального С-окрашивания В-хромосом, а также по характеру мозаицизма выделены три группы популяций восточноазиатской мыши: а) Западной Сибири, Тывы и о-ва Хоккайдо (Японии), б) Дальнего Востока (России и Корейского п-ова), в) Забайкалья.

2. Популяции восточноазиатской мыши Забайкалья имеют промежуточные числовые и размерно-морфологические типы В-хромосом между "сибирской" и "дальневосточной" группами популяций. Характер изменчивости В-хромосом забайкальских и монгольских популяций сходен, что позволяет отнести их к одному подвиду - *A. p. major*.

3. В материковых популяциях восточноазиатской мыши выявлена высокая частота встречаемости особей с В-хромосомами. В двух островных популяциях (Хоккайдо и Русский) эта частота равна 100%, а в сахалинских популяциях подтвержден мономорфизм кариотипов; кроме того, обнаружена еще одна островная мономорфная популяция мышей (о-в Стенина, юг Приморского края). В целом для вида, частота особей с В-хромосомами составила 0,82.

4. Впервые обнаружено, что цитогенетические характеристики системы В-хромосом восточноазиатской мыши (числовые вариации, средняя частота встречаемости В-хромосом на особь (хВ), частота встречаемости особей-мозаиков, в отдельных популяциях частота особей с В-хромосомами) волнообразно изменяются как в разных популяциях, так и в разные годы отлова в пределах одной и той же популяции. При этом в численных вариациях В-хромосом мышей не выявлено достоверных различий между самцами и самками.

5. Обнаружено, что для характеристики популяций восточноазиатской мыши определяющее значение имеют вариации по числу макро или микрохромосом и средняя частота В-хромосом на особь (хВ).

6. У восточноазиатской мыши отмечено наличие двух кариотипов (стабильный и мозаичный). Выявлено, что в большинстве сибирских и хоккайдской популяциях мышей преобладают высококлоновые особи-мозаики (трех-, четырех-, пятиклоновые), а в забайкальских и дальневосточных (включая о-в Русский) – одно-, двух- и/или трехклоновые.

7. Различный характер С-окрашивания В-хромосом позволяет предполагать различные механизмы и пути возникновения В-хромосом у популяций восточноазиатской мыши из Сибири, Российского Дальнего Востока и о-ва Хоккайдо.

8. Использование хромосомных характеристик в качестве дифференцирующих признаков свидетельствует о целесообразности деления исследованных нами материковых популяций *A. peninsulae* на 4 подвидов: *A. p. nigritalus* Hollister, 1913, *A. p. praetor* Miller, 1914, *A. p. peninsulae* Thomas, 1906, *A. p. major* Radde, 1862.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах

1. Рослик Г.В., Крюков А.П. Кариологическое изучение некоторых врановых птиц (Corvidae, Aves) // Генетика. 2001. Т. 37, № 7. С. 962-973.

2. Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Картавцева И.В., Андрееenkova О.В., Бочкарев М.Н., Рослик Г.В., Рубцов Д.Н., Перепелов Е.А., Бугров А.Г. В-хромосомы: ДНК, происхождение, эволюция // Биологические Мембраны. 2005. Т. 22, № 3. С. 196-211.

### Статьи, опубликованные в рецензируемых иностранных журналах

3. Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Pavlenko M.V., Amachaeva E.Yu., Sawaguchi S., Obara Y. The B-chromosome system of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* in the Russian Far East // Chromosome Science. 2000. Vol. 4. P. 21-29.

4. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A complex B chromosome system in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* // Cytogenet. Genome Res. 2004. Vol. 106. P. 271-278.

5. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V., Bochkaerev M.N., Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Borissov Y.M. Comparative analysis of micro and macro B chromosomes in

the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) performed by chromosome microdissection and FISH // Cytogenet. Genome Res. 2004. Vol. 106. P. 289-294.

**Статьи, опубликованные в рецензируемых коллективных монографиях и сборниках с резюме на англ.**

6. Картавецва И.В., Рослик Г.В., Павленко М.В. Добавочные хромосомы и систематика восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*) // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных: сб. статей Междунар. Симп. / Ред. А.К. Агаджанян, В.Н. Орлов. М., 2000. С. 65-66.

7. Рослик Г.В., Картавецва И.В. Исследование добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1906 (Rodentia) из Сибири, Алтая, Тывы и Забайкалья // Proc. of the Inst. of Biology "Эрдэм Шинжилгээний Бүтээл"=Грызуны Монголии и прилежащих территорий, Улаанбаатар, 2002 (Монголия) / Под ред. Жанчив Ц., Адъяа Я. № 24. 2003а. С. 133-139.

8. Рослик Г.В., Картавецва И.В., Иваса М. Изменчивость и стабильность числа В-хромосом в материковых и островных популяциях восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Проблемы эволюции: сб. научн. тр. Т. 5. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 136-149.

9. Рослик Г.В., Картавецва И.В., Павленко М.В., Кораблев В.П. Частота встречаемости В хромосом у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Читинской области // Proc. of the Intern. conf. "Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы", 5-9 сентября 2005, Улаанбаатар, Монголия, 2005. С. 307-309.

**Работы, опубликованные в сборниках международных и всесоюзных совещаний, съездов, конгрессов, конференций и симпозиумов**

10. Картавецва И.В., Павленко М.В., Слепова (Рослик) Г.В. Новые данные о добавочных хромосомах восточноазиатских мышей (*Apodemus peninsulae*) Забайкалья и Дальнего Востока // Грызуны: VII Всес. Совещ.: тезисы докл. Свердловск, 1988. Т. 1. С. 72-73.

11. Картавецва И.В., Павленко М.В., Рослик Г.В. Кариотипические особенности восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas, 1907 из Тувы // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих: тезисы докл. Всесоюзн. Совещ., Владивосток, 1990. Ч. II. С. 85-86.

12. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. B-chromosomes of wood mice genus *Apodemus* // Abstrs. of the 1<sup>st</sup> B-chromosome conference. Madrid (Spain), 1993. P. 13.

13. Рослик Г.В. Характер мозаицизма кариотипов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* // Генетика. 1994. Т. 30 (Приложение): материалы I съезда ВОГИС, Саратов, 1994. С. 134.

14. Roslik G.V., Kartavtseva I.V., Kosoy M. Dot-like B-chromosomes in Korean field mice (*Apodemus peninsulae*, Rodentia) originated from a female artificially infected with tick-borne encephalitis virus // Abstrs. of the Intern. Symp. MAPEEG. Vladivostok, 1998. P. 15.

15. Sawaguchi S., Obara Y., Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Shin H.E., Han S.H. Novel maintenance mode of the B chromosomes in *Apodemus peninsulae* from 4 areas bordering on the sea of Japan // Abstrs. of the Intern. Symp. MAPEEG. Vladivostok, 1998. P. 16-17.

16. Sawaguchi S., Obara Y., Kartavtseva I.V., Roslik G.V., Shin H.E., Sang H.H. Maintenance mode of the B chromosomes in *Apodemus peninsulae* from 4 areas bordering on the Sea of Japan // Abstrs. of the 49-th Annual Meeting Hiroshima // Chromosome Science. 1998. Vol. 2, № 3. P. 161.

17. Kartavtseva I.V., Pavlenko M.V., Obara Y., Roslik G.V., Amachaeva E. Yu., Suzuki H. B-chromosome and allozyme variation in wood mice *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) from Russian Far East // Abstrs. of the 3-rd European Congress of Mammalogy. Jävaskylä, (Finland), 1999. P. 138.

18. Roslik G.V., Kartavtseva I.V. Comparative study of B-chromosome system of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* from continental and insular populations // Abstrs. of the Intern. Symp. MAPEG 28-30 Sept., Vladivostok, 2001. P. 66.

19. Рослик Г.В., Картавцева И.В. Кариологическое изучение островных популяций восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Rodentia) Дальнего Востока // Териофауна России и сопредельных территорий: 7 съезд Териологического об-ва: материалы Междунар. совещ. М., 2003б. С. 297.

20. Андрееenkova O.B., Карамышева Т.В., Бочкарев М.Н., Борисов Ю.М., Картавцева И.В., Рослик Г.В., Рубцов Н.Б. Молекулярно-цитогенетический анализ организации В-хромосом восточноазиатской лесной мыши *Apodemus peninsulae* // Актуальные вопросы современной биологии и биотехнологии: III междунар. научн. конфер. молодых ученых и студентов. Казахстан. Алматы. Казахский национальный ун-т им. Аль-Фараби, 23-25 апреля 2003. С. 140.

21. Рослик Г.В., Картавцева И.В., Иваза М.А. Сравнительные аспекты системы В-хромосом материковых и островных популяций восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* // Сибирская зоологическая конфер.: тезисы докл. всероссийской конфер. 15-22 сентября 2004 г., Новосибирск, 2004. С. 179-180.

22. Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Андрееenkova O.B., Бочкарев М.Н., Картавцева И.В., Рослик Г.В. Повторенные последовательности ДНК и их локализация в А и В хромосомах восточноазиатской мыши // Сибирская зоологическая конфер.: тезисы докл. всероссийской конфер. 15-22 сентября 2004 г., Новосибирск, 2004. С. 180.

23. Рубцов Н.Б., Рубцова Н.В., Карамышева Т.В., Андрееenkova O.B., Бочкарев М.Н., Картавцева И.В., Рослик Г.В. Морфологическая и молекулярная реорганизация хромосом в эволюции млекопитающих. // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: 3-й съезд ВОГИС, Москва, 2-12 июня 2004. Т. 2. С. 169.

24. Rubtsov N.B., Karamysheva T.V., Andreenkova O.V., Bochkaerev M.N., Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A and B chromosome DNA diversity in Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) in geographically distant populations // Abstrs of the Second B Chromosome Conference, Bubion (Granada, Spain), June 26-29, 2004. P. 37.

25. Roslik G., Kartavtseva I., Rubtsov N., Karamysheva T., Iwasa M. B chromosomes polymorphism in continental and insular populations of the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* // Abstrs. of the 9 International Mammalogical Congress: Sapporo (Hokkaido, Japan), July 31-August 5, 2005. P. 186.

26. Картавцева И.В., Рослик Г.В. Изменчивость добавочных хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* Thomas 1906 Внутренней Азии // Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии: тезисы Всероссийской конфер. с междунар. участием. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2006. Т. 1. С. 134-135.